专题: 生态草牧业高质量发展 High-quality Development of Grass-based Livestock Husbandry

我国牧草育种现状与展望

金京波 王 台 程佑发 王 雷 张景昱 景海春 种 康

中国科学院植物研究所 北京 100093

摘要 高产优质牧草品种是保证我国草牧业可持续发展的关键。但我国牧草育种起步晚,工作进程十分缓慢,严重缺乏具有自主知识产权的牧草品种。由于牧草一般具有自交不亲和、异花授粉、多倍体遗传、近交退化等特性,很难解析其重要农艺性状,导致牧草育种技术还停留在杂交选育为主的"2.0 时代"。分子设计育种是加快牧草新品种选育的好手段,但目前尚缺乏适用于牧草分子设计的理论和技术体系。为抢占牧草分子育种先机,中国科学院布局了战略性先导科技专项(A类)"创建生态草牧业科技体系",以攻克"牧草复杂基因组功能解析"这一"卡脖子"技术,发展基于分子设计理念的牧草育种新技术,实现从传统育种到定向分子育种的跨越,培育具有自主知识产权的高产优质牧草品种。

关键词 牧草, 育种技术, 分子设计育种, 全基因组关联分析, 全基因组选择育种

DOI 10.16418/j.issn.1000-3045.20210511003

1 我国亟待加强牧草种质资源创新利用并培育高产优质牧草新品种

随着我国居民膳食结构中蛋白类食品比例持续增加,高质量的牧草品种培育变得十分紧迫。我国牧草、乳肉进口需求刚性增加,国内供给短板突出,牧草种业成为我国食物供应安全和乡村振兴战略的"堵点"产业之一。

1.1 我国牧草供需矛盾日益突出

新时代,我国居民膳食结构持续升级,优质动物蛋白需求增大,牧草需求刚性增加,今后我国牧草饲料需求量将达到1000万吨/年^①。然而,我国牧草产品质量较差,而且75%以上地区的牲畜冬季缺草,导致牧草干草大量依赖进口。我国牧草干草进口总量从2012年的46.02万吨(其中苜蓿干草44.22万吨)^②剧增到2019年的162.68万吨(其中苜蓿干草135.61万吨)^③。以"牧

资助项目:中国科学院战略性先导科技专项(A类) (XDA26030000)

修改稿收到日期: 2021年5月24日

- ① 2020 牧草饲料市场需求量及行业发展趋势. (2020-08-09). https://www.chinairn.com/hyzx/20200819/100452768.shtml.
- ② 2012 中国进口大量苜蓿干草. (2013-03-16). https://www.ppxmw.com/yangzhi/5393.html.
- ③ 2019 年 1—12 月主要草产品和牛羊肉貿易动态. (2019-12-31). http://www.forage.org.cn/front/article/1202.html.

^{*}通信作者

草之王"苜蓿为例,我国优质苜蓿自给率只有64%, 而美国苜蓿干草占我国进口量的93.5%。在中美经贸摩擦的背景下,牧草国际贸易风险加剧。

此外,我国对牧草种子的需求量也迅速增加,但由于我国牧草种子年生产量有限,每年需要进口大量牧草种子。近年来,我国商品草种年需求量为15万吨,其中1/3以上依赖进口。2019年1—12月,我国进口黑麦草、羊茅、草地早熟禾、紫花苜蓿、三叶草种子等草种子5.13万吨(进口金额为1.1亿美元)^④;而2020年1—11月,我国进口草种子5.98万吨(进口金额为1.02亿美元),同比增加18%,其中紫花苜蓿种子进口0.35万吨,同比增加37%^⑤。

习近平总书记多次强调,中国人要把饭碗端在自己手里,而且要装自己的粮食。因此,我国应坚持优质牧草供给"国内为主、适当进口"的基本方针,加快培育具有自主知识产权的高产优质牧草品种。

1.2 我国牧草种质资源亟待加强保护与利用

种质资源是选育新品种的遗传基础。我国拥有丰富的牧草种质资源,仅草地饲用植物就达246科1545属6704种,其中包括豆科1231种和禾本科1127种[1]。我国已建立了以收集、保存、评价、利用、技术创新为主要任务的1个草种质资源中心库、2个草种质资源备份库、1个组织培养物离体库、17个草种质资源圃,已收集并保存了30%的草类种质资源[2]。截至2016年,我国累计评价了1.6万多份种质资源的抗旱性、耐盐性、抗寒性、耐热性、抗病性、粗蛋白含量和抗虫性等农艺性状,筛选出高蛋白苜蓿等优异种质资源157份、抗白粉病红三叶和抗褐斑病紫花苜蓿等优异种质396份[3]。

但是,我国一些宝贵的牧草种质资源尚未得到 完全认识和保护,就已经濒临消失和灭绝。目前, 我国牧草种质资源保护基本采用异地保护方式,这 导致牧草的遗传多样性损失。此外,城镇化、气候 变化、环境污染、外来物种入侵等因素也在加速我 国珍稀濒危种、特有种和野生近缘植物资源丧失。

与此同时,由于草种质资源遗传背景不清,目前 只对 2% 左右的牧草资源开展了遗传评价^[4,5]。因此, 亟待利用原生境保护方式维持牧草种质资源遗传多样 性,创建牧草优异基因发掘技术体系,加强牧草种质 资源创新利用。

1.3 我国严重缺乏自主知识产权牧草品种

我国牧草育种工作起步较晚,发展较缓慢,导致牧草品种少、性状不突出,在数量和质量上与国外相比具有巨大差距。截至 2020 年,我国共有 604 个牧草新品种通过审定,其中育成品种只有 227 个。与之对比,以美国和欧洲国家为主的经济合作与发展组织(OECD)成员国互认的登记牧草品种达到 5 000 多个 ^[6,7]。此外,我国选育的牧草品种的品质、生产能力和抗逆性都无法超越引进品种,导致我国牧草主栽品种以进口品种为主^[8]。

以苜蓿为例,美国的苜蓿育种工作从 1897—1909 年在欧亚大陆进行的苜蓿种质资源的收集和筛选开始,并根据当地苜蓿生产的实际需要,培育出了高产、优质、耐逆、抗病虫等品种^[9]。美国苜蓿育种也不是一蹴而就,同样经历了从依赖进口到自主创新的过程。1920 年美国苜蓿年用种量的 49% 依赖进口;且由于农民对品种特性不了解,经常遭受巨大经济损失。例如,1925 年美国中西部地区暴发苜蓿细菌萎蔫病,苜蓿种业受到打击。直到 1940—1943 年培育出抗细菌枯萎病品种 Ranger 和 Buffalo,美国苜蓿种业才得以恢复^[9]。我国从 1987 年才开始审定牧草新品种,正经历着与美国早期苜蓿种业类似的状况。

④ 2019 年 1—12 月主要草产品和牛羊肉贸易动态. (2019-12-31). http://www.forage.org.cn/front/article/1202.html.

⑤ 2020 年 1—11 月主要草产品和牛羊肉贸易动态. (2020-12-27). http://www.forage.org.cn/front/article/1207.html.

目前,我国苜蓿用种量的80%以上依赖进口,但由于与国外的气候及土壤条件不同,有些国外品种可能水土不服,具有造成巨大经济损失的风险。特别是随着全球气候变化,极端天气频发,限制了我国苜蓿生产。因此,亟待培育具有自主知识产权、适合我国不同地域生产条件的高产优质牧草新品种。

2 我国牧草育种科技现状及技术瓶颈

2.1 我国牧草种业与育种科技现状

我国牧草种子生产从20世纪80年代初开始,经过多年努力取得了较大的成就,但与畜牧业发达国家相比还存在着巨大差异。目前,全球种业排行前20的跨国种企中有2家主要从事牧草、草坪业务,其具有强大的全球供应链和市场覆盖,2018年销售额分别达到6.78亿美元和3.04亿美元^⑤。而我国只有"蒙草生态"一家上市公司以草为主要业务,其致力于种质资源库建设、核心品种选育、规模化扩繁和市场推广;但与2家跨国草业种企相比发展还非常滞后,主要问题包括:生产方式原始、地域性生产基地缺乏、种子生产技术落后、牧草品种紧缺,以及牧草种子繁育体系不健全等。

我国牧草育种仍停留在较低发展水平,未得到现代生物科技的惠泽。牧草的基本生物学规律研究是支撑现代牧草育种科技基础,而我国牧草育种及其相关基础科学研究仍很薄弱[10]。这主要体现在3个方面:① 我国牧草基础研究起步晚、规模小、落后于国际先进水平;② 相关学科基础积淀不足,主要热点方向的研究与先进国家相比仍有明显差距;③ 我国牧草复杂生物学性状分子遗传机制不清,这方面的基础研究严重不足。

2.2 牧草生物学特性与育种瓶颈问题

牧草生物学特性是制约育种技术发展的重要因素

之一。由于牧草通常具有异花授粉、多倍体遗传、杂 合体等生物学特性,很难挖掘优异性状关联分子标 记,从而限制了牧草分子育种,并导致绝大多数牧草 品种是通过常规育种手段培育出的。以"牧草之王" 紫花苜蓿(豆科)和"禾草之王"羊草(禾本科)为 例,其多倍体遗传、严重的近交衰退、异花授粉、自 交不亲和等特性,以及品种内个体间具有较大的遗传 变异和表型差异等特点,均严重限制了其功能基因组 研究和育种的发展[11]。① 由于紫花苜蓿和羊草是多 倍体,利用突变体挖掘重要农艺性状调控基因非常困 难。即使获得具有极端表型的突变体,由于其异花授 粉、自交不亲和等特性,很难定位突变基因。② 在水 稻等农作物中经常采用2个极端表型的个体构建重组 自交系,并分析数量性状位点。但紫花苜蓿和羊草无 法构建重组自交系,挖掘数量性状位点难度极大[12]。 ③ 即使精细定位到了数量性状位点,要想把优异等位 变异导入到底盘品种具有非常大的难度。因为紫花苜 蓿和羊草具有严重的近交衰退特性,需要同时选择多 个含有优异等位变异的个体与底盘品种进行回交,并 在后代群体中轮回选择含有优异等位变异个体,从而 增加群体中含有优异等位变异个体出现的频率,工作 量极大[11]。

全基因组关联分析可能更适合从紫花苜蓿和羊草中挖掘优异基因资源。由于品种内个体间遗传变异较大,单个个体不能代表一个品种。因此,需要从一个品种中选择多个个体进行品种间全基因组关联分析,但目前尚不清楚应该选择多少个个体才能比较准确地代表一个品种的多态性。此外,紫花苜蓿和羊草的多倍体遗传特性增加了全基因组关联分析的难度^[13]。如果能攻克此项技术难关,可采用全基因组选择育种,即对覆盖全基因组的高密度分子标记进行育种值估计,并在其后代群体中轮回选择全基因组高密度分子

⑤ 艾格农业. 全球种业 Top 20 排行榜. (2019-11-11). https://kuaibao.qq.com/s/20191111A0680U00?refer=spider.

标记育种值总和高的个体[14]。

3 我国牧草育种创新发展的相关政策建议

目前,科技对全球农业的贡献率已经超过了56%。相比之下,我国牧草种业的发展十分滞后,牧草育种的科技水平低下,国家投入极少,现代科技几乎还没有进入牧草育种领域,牧草种业科技支撑不足严重制约了牧草种业现代化进程。据统计,自1997年科学技术部设立国家重点基础研究发展计划("973计划")至2014年,农业领域设立了60多个项目,而与草相关项目只有4个,且这些项目又以生态修复为主。尽管目前牧草种业蓄势待发,但"投入少、产出低、平台差"制约了我国牧草种业的科技发展,难以保障我国的食物安全。

中国科学院于2013年和2019年分别启动了"分子模块设计育种创新体系"和"种子精准设计与创造"战略性先导科技专项,获得了一批具有育种价值的分子模块,并为作物分子设计育种建立了分子模块设计育种理论与技术体系。与作物分子设计育种相比,牧草分子设计育种具有明显的复杂性和挑战性。

建议我国尽快设立"牧草分子设计育种"专项,通过技术创新,充分开发利用牧草资源,发展基于分子设计理念的牧草高效选育新体系,集成植物工厂智能精准育种加速技术、高通量表型获取技术等多种植物育种加速技术,从而加速培育高产优质牧草新品种。

3.1 牧草资源开发与利用

牧草种质资源是重要的国家战略资源,是农业科技创新、实现草牧业可持续发展的重要物质基础,对于保障粮食安全、建设生态文明、支撑农业供给侧结构性改革与可持续发展具有重要意义。牧草种质资源是筛选和培育优异牧草品种的基本材料和基因库,因而广泛搜集牧草种质资源是牧草育种的工作基础。

在此基础上,系统全面地开展牧草种质资源鉴定与评价的研究工作,是挖掘出优异的牧草种质、进行牧草选育的基础^[15];建立牧草种质资源科学统一的评价体系,将为进一步筛选优异的牧草材料、分析不同牧草品种之间的遗传关系,以及挖掘优异等位变异基因提供强有力的保障^[15]。

3.2 创新基于分子设计理念的牧草育种技术

常规育种手段主要依赖于经验,效率低。分子设 计育种通过分子设计的方式精准改良牧草品种, 是培 育超级牧草品种的变革性技术。①基于丰富的牧草种 质资源,结合多维组学手段,以基因型与表型等组学 大数据为依托,通过对基因组数据、各类组学数据、 表型数据及优异等位变异数据的整合,实现对优良牧 草性状调控基因的快速挖掘与鉴定。② 以基因编辑 与合成生物学技术为依托,通过人工改造基因元件与 人工合成基因回路[®], 使牧草具备新的抗逆、高效等 生物学性状,进而开展牧草重要品质与抗逆性状遗传 变异规律和形成基础、牧草重要功能基因解析及调控 机制等的研究。③ 加强早期选择、聚合育种、诱变育 种、倍性育种、细胞工程育种、分子标记辅助育种、 转基因育种及分子设计育种等新技术研究,构建牧草 现代高效育种技术体系。结合我国牧草产区的物候条 件特征, 挖掘高产、耐逆、抗病、优质、高效相关的 分子元件解析重要性状的分子调控基础, 研发牧草高 通量定向分子选育新技术,用于创制优异新品种。

3.3 建立牧草育种加速技术

基于智能物联网的植物工厂结构建设模型,集成水电一体化植物栽培、温湿度监控、水肥一体化控制、中央控制等系统,设计可变调整温、湿、光、肥栽培模组形成的全密闭洁净生产系统,创建精准高效牧草育种加速装备。利用活体成像、高光谱、CT断层扫描、核磁共振、无人机、遥感等高通量表型获取技

⑥ 王向峰, 才卓. 中国种业科技创新的智能时代"玉米育种 4.0".(2019-04-01). https://www.sohu.com/a/305186004 120004115.

术和手段,打造从试管到作物、从实验室到田间地头的完整高通量牧草选育技术,实现闭环验证"设计品种"的准确性。

参考文献

- 1 李新一, 洪军. 中国草种质资源保护重点保护名录. 北京: 中国农业出版社, 2017: 3-60.
- 2 陈志宏, 李新一, 洪军. 我国草种质资源的保护现状、存在问题及建议. 草业科学, 2018, 35(1): 186-191.
- 3 张本瑜, 师尚礼. 俄罗斯百脉根种质资源农艺性状鉴定与评价. 草业科学, 2016, 33(9): 1779-1787.
- 4 杨庆文,秦文斌,张万霞,等. 中国农业野生植物原生境保护实践与未来研究方向. 植物遗传资源学报, 2013, 14(1): 1-7.
- 5 廖丽, 王晓丽, 刘建秀, 等. 地毯草种质资源ISSR标记遗传 多样性分析. 草业科学, 2016, 33(4): 608-614.
- 6 张新全, 马啸, 郭志慧, 等. 国外禾本科草育种研究进展. 草业与畜牧, 2015, 27(1): 1-7.
- 7 Joe B. The economic benefits of forage improvement in the United States. Euphytica, 2007, 154(3): 263-270.
- 8 云锦凤. 抓住机遇, 更新理念, 加快草品种育种进程. 草

- 原与草业, 2015, (1): 1-2.
- 9 王显国, 韩建国, 祝美俊. 美国的苜蓿种子产业. 世界农业, 2004, (6): 42-44.
- 10 翟夏杰, 张蕴薇, 黄顶, 等. 中美牧草育种的现状与异同. 草业科学, 2016, 33(6): 1213-1221.
- 11 Veronesi F, Brummer E C, Huyghe C. Alfalfa// Boller B, Posselt U K, Veronesi F, eds. Fodder Crops and Amenity Grasses. New York, NY: Springer, 2010: 395-437.
- 12 Robins J G, Bauchan G R, Brummer E C. Genetic mapping forage yield, plant height, and regrowth at multiple harvests in tetraploid alfalfa (*Medicago sativa* L.). Crop Science, 2007, 47(1): 11-18.
- 13 Shen C, Du H L, Chen Z, et al. The chromosome-level genome sequence of the autotetraploid alfalfa and resequencing of core germplasms provide genomic resources for alfalfa research. Molecular Plant, 2020, 13(9): 1250-1261.
- 14 Bernardo R, Yu J M. Prospects for genomewide selection for quantitative traits in maize. Crop Science, 2007, 47(3): 1082-1090.
- 15 王浩, 张迎超, 于晓东, 等. 苜蓿种质资源鉴定与评价的内容与方法. 江西畜牧兽医杂志, 2020, (1): 32-36.

Current Situation and Prospect of Forage Breeding in China

JIN Jingbo WANG Tai CHENG Youfa WANG Lei ZHANG Jingyu JING Haichun* CHONG Kang*

(Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract High-yield and high-quality forage varieties are the key to sustainable development of grass-based livestock husbandry in China. However, the forage breeding was started late in China, and the progress is very slow, and the forage varieties of independent intellectual property rights are seriously lacked. Forages generally have self-incompatibility, natural allogamy, polysomic inheritance, and marked inbreeding effects. Subsequently, it is difficult to characterize agronomically important complex traits, resulting that the breeding technology is still in the 2.0 era of hybrid breeding. The molecular design-based breeding is a fine strategy to speed up the breeding process, however, there is a lack of theoretical and technical system for the molecular design-based forage breeding. Recently, the Chinese Academy of Sciences has launched the strategic priority program "Establishing Scientific and Technological System of

^{*}Corresponding author

Ecological Grass and Animal Husbandry", to dissect complex forage genomes, establish a new molecular design-based forage breeding technologies, and breed high-yield and high-quality forage varieties with independent intellectual property rights.

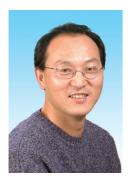
Keywords forage, breeding technology, molecular design-based breeding, genome-wide association studies, whole genome selection breeding



金京波 中国科学院植物研究所研究员。Journal of Plant Biology、Plants、Frontiers in Plant Science和《植物学报》编委。长期从事蛋白质翻译后修饰的生物学功能研究和豆科植物功能基因组学研究。在Molecular Plant、PNAS、Plant Cell等国际学术期刊发表SCI论文50余篇。E-mail: jinjb@ibcas.ac.cn

JIN Jingbo Professor of the Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (CAS). Editorial board member of *Journal of Plant Biology*, *Plants*, *Frontiers in Plant Science*, and *Chinese Bulletin of Botany*. Jin is mainly working on characterization of biological functions of post-translation modifications and

functional genomics of legumes. He has published more than 50 research papers in world leading journals, including *Molecular Plant*, *PNAS*, and *Plant Cell*. E-mail: jinjb@ibcas.ac.cn



景海春 中国科学院植物研究所研究员。主要从事牧草复杂性状的分子遗传研究。

E-mail: hcjing@ibcas.ac.cn

JING Haichun Professor, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. His research focuses on understanding the molecular basis of forage production related traits including biomass, yield stability and sugar metabolism and storage. E-mail: hcjing@ibcas.ac.cn



种康 中国科学院院士。中国科学院植物研究所研究员。中国植物学会理事长,中国植物生理与分子生物学学会理事,Journal of Integrative Plant Biology主编,《植物学报》荣誉主编。长期从事水稻激素信号互作调控器官发生的分子网络、水稻感受低温分子应答机制和小麦开花与春化作用分子机理研究。主要研究成果发表在Cell、Molecular Cell、Developmental Cell、Genome Biology、EMBO Journal、Nature Communications、Nature Plants、Plant Cell等国际学术刊物。E-mail: chongk@ibcas.ac.cn

CHONG Kang Academician of Chinese Academy of Sciences (CAS), Professor of the Institute of Botany, CAS, President of Botanical Society of China, council member of Chinese Society of Plant Biology, Editor-in-Chief of *Journal of Integrative Plant Biology*, Honorary Editor-in-Chief of *Chinese Bulletin of Botany*. Chong is mainly working on functional genomics of organogenesis and development in rice; plant response mechanism to environmental factors; molecular mechanisms of vernalization. The findings and achievements have been published in world leading journals, including *Cell*, *Molecular Cell*, *Developmental Cell*, *Genome Biology*, *EMBO Journal*, *Nature Communications*, *Nature Plants*, *Plant Cell*, etc. E-mail: chongk@ibcas.ac.cn

■责任编辑: 岳凌生